

## 条件結合の形成に関する一構想：比較生理学並びに比較神経学的研究に基づく

著者	柘植 秀臣
雑誌名	社会労働研究
巻	8
ページ	132-146
発行年	1957-12-25
URL	<a href="http://hdl.handle.net/10114/00017456">http://hdl.handle.net/10114/00017456</a>

# 条件結合の形成に関する一構想

——比較生理学並びに比較神経学的研究に基く——

柘 植 秀 臣

## 序 説

高次神経活動の研究に於いて、条件結合が形成される機構を解明することは最も重要な問題の一つである。従って、この機構に關する多くの仮説が主として哺乳動物について提出されている。Pavlov (1951) は、次のように書いている。『神経の伝導機能だけでなく、また結合機構が存在しなければならぬことは、極めて当然のことである。各国の生理学者はこのような考え方に反対していない。特に、十数年前から、新しい径路をつくり、新しい結合をつくるということを意味するところのドイツ語の 'Bahnung'、という概念が一般に使われてきた (p. 39)。』しかし、われわれの直面している条件結合の問題は、上述の命題で解決されているものとは考えられない。この問題はこれに關する各分野で集積されたデータに依って、一層深く分析されなければならない。Astratyan (1952) は、一般に知られているように、Pavlov の構想に基いて、この問題に解答を与えるために、条件結合に關する一つの新しい図式を提出した。しかし、彼の図式は完全に認められてはいえない。いずれにしても、この問題は未だ混沌としている。

条件結合の機構を解明する方法として、次のものが考えられるだろう。(1) 電気生理学的方法、(2) 摘除的方法、(3) 個体発生的研究、(4) 生態学との関連に於ける比較生理学的方法、(5) 比較神経解剖学的方法。實際、以上のような方法によって、最近、多くの成果が得られたけれども、これらの成果をとりまとめた上で立てられた学説はないといえる。著者らの研究室（共同研究者、金山、島、落合、張輝岳、山岸）では、比較神経解剖学と共に、比較生理学の観点から、この問題の研究をつづけている。条件反射の比較生理学的研究は、次の研究室に於いて最も組織的に行われてゐる。Biryukov, Voronin, B. V. Pavlov, Lobashev, Chao I-ping の研究室など。以下、

これらの研究室の業績と、われわれ自身の結果に基いて、条件結合形成の機構について考察してみたいと思う。

### 動物界に於ける条件結合の普遍性

まず、第一に、動物の系統発生の発達段階に対応して、条件結合形成の速度が異なるかどうかということを、慎重に考察してみる必要がある。各種の代表的な脊椎動物に於ける食餌運動性条件反射にカンして Voronin の研究室で得られた多数のデータに依れば、原則として、条件結合形成の速度は実験動物の発達段階には関係しない。Voronin (1955) による以上の定式化は、著者らの研究室の観察とも一致している。また、著者らの結果は、防禦条件反射についても、以上のことが当てはまることを示している（魚、鳥、白ネズミ）。しかし、陰性条件反射については、このことが当てはまるとはいえない。この点は Voronin の結論とは異なる。一般にいつて、条件反射形成の速度は、動物の発達段階に依って異なるものでなく、実験に供された動物の個体、とくに生態的要因によって決定される刺激の強さ及び性質に依存するものである (Tuge, 1956)。すなわちにしても、条件結合形成の速度は、哺乳類でも、哺乳類以下の脊椎動物のすべてに於いても大差がないということはこの問題の解決にたいする一つの鍵となると考えられる。条件結合形成の構造的基礎が、中枢神経系に於ける二つの興奮点間に 'Bahnung' が生じることだとするならば、無脊椎動物の各種に於いて観察される同じ現象についても除外することはできなく。Kreps (1924) に依るホヤの実験結果は、無脊椎動物に於ける条件反射形成の可能性を明確に示している。ホヤの神経系は他の無脊椎動物のものと比較して、よく発達しているし、また、特殊な神経系の形を具えている。特に、近年になって、多くの研究者に依って無脊椎動物の条件反射が研究されている (Nikitina, 1953; Voskresenskaya, 1955; Voskresenskaya and Lopatina, 1953; Voronin, 1955; Lopatina, 1955)。これらの研究結果に依れば、ある昆虫（カイロ、ミツバチなど）及び甲殻類では比較的速く条件反応が生じることが可能であるが、個々の実験データからみると、刺激の結合に要した回数を算定するには十分でないように思われる。

無脊椎動物に関する著者らの研究室の未発表のデータに依れば、食餌運動性条件反射と防禦条件反射の何れも形成されるが、脊椎動物の場合より極めて多くの強化回数が必要とするのである。しかも、明確な条件反応を得ることが困難である。アブラムシでは食餌運動性条件反射を形成するのに二四～五六回、防禦条件反射には三〇～一九七回の結合、ザリガニでは食餌条件反射を形成するのに九七～一三七回、防禦条件反射には二二〇～三六〇回の結合を要し、しかも強固な条件反射は形成し難い。ある無脊椎動物ではこのように

条件反応の形成が困難であるが、それにしても条件結合形成の神経機構は基本的に脊椎動物のそれと同一であると考えなければならぬ。従って、条件結合は、シナプスの中継の構造をもっていないような下等無脊椎動物を例外として、すべての動物に於いて普遍的に存在する現象だという考えを認めることができる。

### 条件結合の機能と構造

上述のデータに基いて、条件結合の形成に関与する局部は、動物の機能と構造に関連して考慮されねばならない。条件結合が脳の二つの興奮巢間で形成されることを認めるならば、条件反応を惹起しうる無脊椎動物では、その神経節のある部分に於いて生じなければならない。これらの動物の頭部には、いわゆる脳と呼ぶ上食道神経節と下食道神経節の二つの神経節が存在する。これらの神経節の特殊である性質は、複雑なシナプスの中継の構造である *Neuropil* が存在することである。これらの神経節の内部では、*Neuropil* は視覚、触覚などの感覚中枢と運動中枢の間の間在的構造をなしている。無脊椎動物に於いて条件結合に関与する器官並びに局部は、恐らく *Neuropil* であると考えなければならない。この神経節の摘除によって、ある昆虫で条件反応の可能性が失われるということが観察されている (*Nikitina, 1953*)。下等脊椎動物の高次神経活動に於ける *Neuropil* の重要性を、*Herrick (1948, 1949)* は神経解剖学的分析の立場から強調している。無脊椎動物に於ける *Neuropil* 的構造が、脊椎動物のそれより遥かに簡単であるという事実もまた、明確な条件反応が無脊椎動物では生じ難たいということの神経解剖学的説明の一つであるかもしれない。

脊椎動物に関するこの問題の論議をつづけるに当って、哺乳類の型、すなわち発達した大脳皮質をもっているものと、哺乳類以下の型、すなわち新皮質をもっていないものについて、それぞれ考察してみる必要がある。

魚では、大脳両半球の摘出後ですら、条件結合は形成されるし、また消失しない (*Karamyan, 1949a, 1955; Baru, 1955a, 1955c*)。この事実は魚の大脳半球に関する神経解剖学的データからも支持されるものである。硬骨魚に於いて、*Karamyan (1949a)* はまた、前脳ではなく、小脳の摘出によって条件反射の形成が極めて困難になることを見出している。従って、彼は魚の小脳は条件結合の局部として最も重要な部位であると結論している。著者の観点に依れば、小脳は延髄の体的運動性領域と極めて緊密に神経連絡しているのである (*Tuge, 1935*)。小脳の摘出は条件反応の実現の際に障害となるだろう。そこで、小脳は条件結合の特殊的な器官とは考えられない。魚の前脳、とくに線状体領域は、魚の種に依って著しく異っている。条件反射活動 (就中、条件結合の安定性、内制止過程) は、線状体

領域のよく発達しているものに於ては、大脳半球の摘出によって、その影響をうけるだろうとしても、前脳は条件結合のための主要な器官とは見做されない。このことはある両棲類にとっても同じようである。カエルその他の両棲類では、前脳の完全な破壊によっても条件結合の可能性を失わなう (Baru, 1955b)。しかし、両棲類では、著しくないとしても、前脳は条件結合の形成に際し何等かの役割を演じるようである。Karamyan (1956) も、同じ見解をとっている。魚と比較して、両棲類の前脳は非嗅覚領野の漸次的発達が見られるのである。しかし、カエルに於ける防禦条件反射の形成が極めて困難であることは、考慮しなければならない。

爬虫類、特にカメとワニでは、原初的な一般皮質 (General cortex) がある程度まで発達して、明白に皮質性興奮野が存在する (Tuge and Yazaki, 1934)。Asratyan and Aleksanyan (1933) に依れば、カメの前脳の摘出は条件反射の消失を惹起しないが、間脳が摘出されると消失するのである。

鳥類に於ける実験結果は区々のものである。ある研究者 (Beritov and Chichinadze, 1938 ; Slonim, 1941 など) は、大脳半球は条件反射に必要な器官ではないと主張し、他の研究者 (Bayandurov, 1949 ; Karamyan, 1956 ; Vasilev, 1935 など) は、大脳半球が必要だと考えている。しかし乍ら、鳥や哺乳類に於ける摘出実験からこのような結果が生じるのは当然といわねばならない。従って、以上の結果だけで、鳥の大脳半球が条件反射活動に関係がないと結論づけることは正しくなく。Petelina and Bagyanski (1956) は最近大脳半球を摘出したハトに於ける研究を発表し、臓器的成分の条件結合形成の速度は、正常のものと異っていないが、しかし、体的成分の条件結合を形成することは困難だと述べている。従って、哺乳類以下の型のものに於けるデータは、大脳半球は条件結合の主要器官ではないことを示しているようである。しかし、既に述べたように、鳥類に於いて大脳半球の摘出実験の場合には、如何なる程度、線状体が破壊されたか、破壊手術の影響が何日位持続するかによって結果は異なるのである。例数は少いが、完全な大脳半球破壊と一般皮質のみの破壊を行い、破壊手術の影響の殆ど消失したと思われる除脳ハトに於ける著者らの未発表データに依れば、大脳半球の完全破壊のものでは、呼吸性並びに体的条件反射は形成されぬようである。

条件結合の機構を説明するために行われた皮質摘除の方法による実験は、極めて多いのでここではそれらの紹介を省かざるをえない (Hilgard and Marquis, 1940)。しかし、多くの結果は区々であることを認めなければならぬ。皮質摘除後に行われた観察は最も重要ではあるが、Pavlov (1951) が特に強調したように、これはこの問題に於ける決定的な結論を与えるものではない。最も確実な事は、系統発生に於いて動物が高等になればなる程、条件結合の構造的基礎が大脳皮質に関連をもってくることである。と同時に、機

能的大脑化 (Encephalization) の原則が適用される。例えば、第二信号系のような最も高次の神経活動は、条件結合の形成に当って皮質的機能以外のものではあり得ない。

この問題に関連して、最近、著者らの研究室で得られた白ネズミに坎する結果を述べておこう。白ネズミの皮質を半側摘除したものは、光にたいする防禦条件反射は完全に形成され、かつ陰性条件反射も形成される (Tuge, Chang, Hayashi and Shimizu, 1958)。また、両側の皮質の大部分を摘除したもののでも、術後、相当の時日を経過すれば、食餌並びに防禦条件反射が形成されるが、それらの条件反射は不安定なものである。

いずれにしても、皮質下性の条件結合の存在も過看することはできない。皮質への皮質化が系統発生に於いて進めば進む程、皮質下性の条件結合はますます稀薄になる。後で論じるように、安定した条件反射を得るのに必要とする刺激の結合回数が増加するに従って、皮質性の条件結合は皮質下性のものを凌駕するようになる。

条件結合に必要と考えられる領野については、比較生理学の観点から、体的と臓器的条件反射の両者の形成過程を分析してみることに有益であろう。ハトの防禦条件反射に坎する最近の著者らの研究は、この問題に新しい資料を提供している (Tuge, Shima and Koga, 1957)。そこで、やや詳細にこの結果を述べることにする。

無条件刺激として、 $\text{CO}_2$ 、 $\text{NH}_3$  及び電気ショックが用いられたが、それらは動物にたいして異った質の刺激として作用する。呼吸、心臓及び体運動に坎する無条件的活動と条件的活動の両方が記録された。体的並びに臓器的条件反射のいずれも、比較的速かに形成された。しかし、ある場合では、臓器的条件反射は形成し難かったが、体的条件反射は急速に形成された。他の場合には、それと反対のことが見られた。換言すれば、条件反射の体的と臓器的成分との間に何等かの関係を示すような規則性が存在しないのである。コイに於ても、呼吸性と体的条件反射が研究されたが、そのような規則性がないように見える (Tuge, Kanayama and Yamagishi, 1957)。それに対して、哺乳類の研究に依れば、臓器的条件反射の出現は時間的に体的条件反射の出現に先行するという規則性が見られる。防禦条件反射でも、食餌運動条件反射でも、それらが具現するのに先行して、臓器的成分がまず体的活動を起す準備に當るだろうことは、容易に理解できるところである。これに関する学説は、Bykov (1954) によって確立されている。従って、体的と臓器的成分の高次の調節的機能は皮質によって達成されるであろうから、下等脊椎動物はもちろん、比較的大きな前脳をもっているが、皮質の発達していない鳥では、そのような高次の調節的機能が十分に発達していないと考えられる。

著者の見解では、臓器に関係する局所的反射の条件結合や、防禦あるいは食餌運動反応に際して、それらの活動を統整的に行わせるようにする臓器的反射活動の条件結合は、大脳皮質を獲得した段階の動物に於いてのみ可能である。既に述べたように、Petelina and Bagryanski は、大脳半球を摘除したハトでは、呼吸と心臓の両成分の条件反射が形成されるが、体的成分のそれは極めて困難であると報告している。そこで、臓器的条件結合に関与する主要な部位は皮質下の領野にあり、体的条件結合のものは大脳半球内にあると、結論を下している。このことは、また、よく発達した皮質は臓器的活動と体的活動間の相互的機能を調節する条件結合にとって真に重要な部位であることを意味している。原則的にいって、哺乳類以下の動物群ではこのような高次の神経活動を欠いているのである。従って、鳥では、体的成分を伴う臓器的条件結合は、視床、視床下部あるいはそれ以下の部位の領野に於いて形成されるだろう。しかし、高等動物で見られるように、局在した臓器的結合が形成可能であるかどうかは疑わしい。既に指摘したように、体的条件反射と臓器的条件反射とは別々に惹起されるであろう。しかし、このことは、特定の臓器的刺激にたいして、局在的な特殊化された臓器的条件反射が見られるということの意味するものではない。

この問題に関連して、著者らはハトに於いて肢への電気ショックと光とを多数回にわたって結合を試みたにも拘らず、肢だけの局在的条件反射は形成されなかったことを附言した (Tuge, Shima and Koga, 1957)。皮質を摘除した犬に於ける Culler and Mettler (1934) の結果は、このことに関連して極めて興味深い。除皮質犬は条件刺激で脚だけの局在性屈曲運動を惹起させることができなかったが、体全体の汎在性反応は生じたのである。ハトに於ける Bokov (1955) の結果は、以上に反対するものであるが、Biryukov の研究室の研究は以上のものに等しい。Biryukov (1952, 1955) は、条件結合を形成する能力と動物の系統発生段階とに見られる関係を次のように定式化している。すなわち、第一段階はすべての動物で形成されるところの体の全体的運動反応によって答える条件結合の型である。第二段階は、局在的で制限された運動性反射の型で、高等動物だけに見られるものである。第三段階のものは、大脳半球が動物の活動を完全に統整的な支配下におくように発達した動物に於いて見られる臓器的条件反射の形成されるものである。この仮説は、条件結合の機構を説明する上で有効なものと思われる。

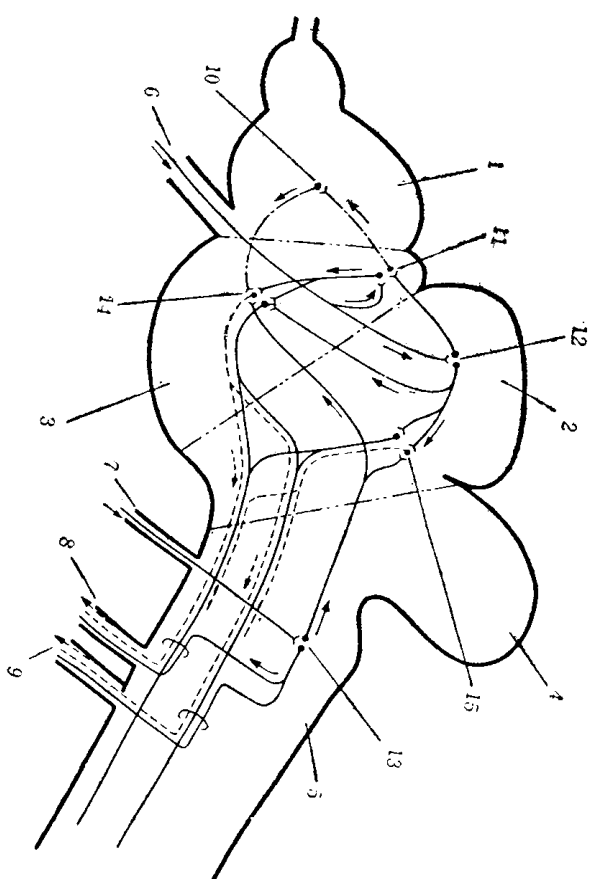
### 条件結合の形成に関する図式

条件結合形成の機構に関連して行われた従来の結果を簡単に瞥見してみたのであるが、著者らは、系統発生と個体発生の観点から新

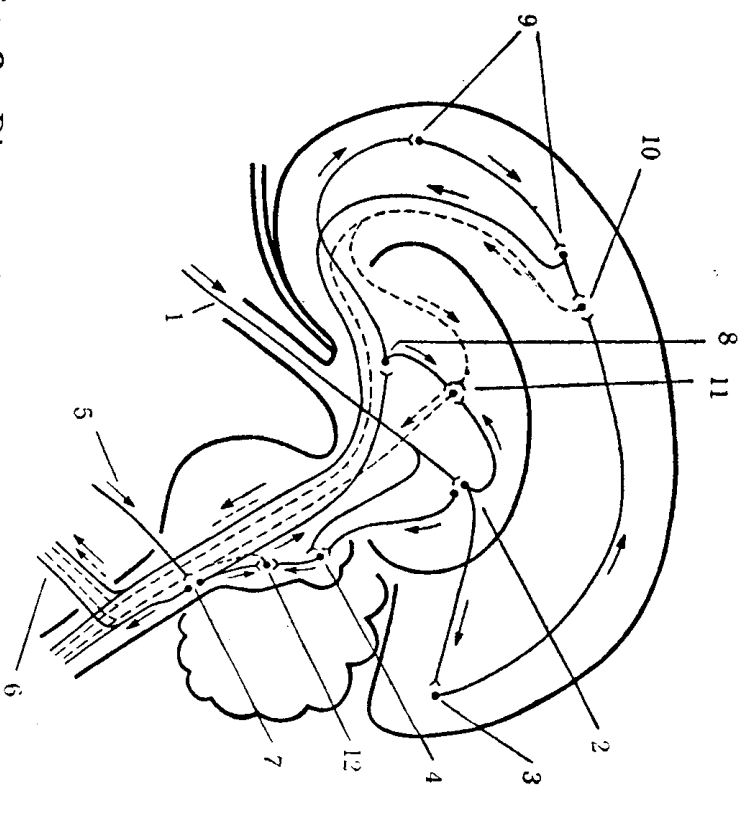
しい構想を提出する必要があるように思う。まず、一つの無条件刺激が末梢から伝達されるときには、興奮は一定の一次的感覚中枢に及ぶだけでなく、各部位に存在し、その興奮に関連をもつ種々の感覚中枢に影響を与える。論理的にいつて、無条件反射弓を形成するところの若干の神経路あるいは側枝が存在する。Asratyan (1955) はすでにこのような考え方を多重的連絡として提出している。一つの条件刺激が末梢から伝達されるときにも、同じことが脳中枢で起るだろう。それらの反射弓の最先端に位するものが皮質の感覚性代表部をなすと考えられ、そして両者の興奮の最先端が連絡するなら、そのときに哺乳類では条件結合が形成される。ここに述べたところの機構は、一般に広く考えられている観点だが、これはこの点を余りにも固執しすぎているように思われる。著者らの見解に依れば、無条件刺激と条件刺激によって興奮した各感覚中枢は脳のそれぞれ対応する若干の部位でも相互関係に入る可能性がある。興奮を起した各中枢がこのような相互関係に入るためには、間在的構造が存在しなければならぬ。間在的構造が活性化される度合は、専ら与えられた刺激の質と強さに依存するし、また、これに関連をもつ興奮している中枢の場所にも関係している。条件反射弓の運動性の部分もまた活性化の度合によって、それぞれ違った割合で活動に入るようになるだろう。予測的にいつて、著者らは条件結合のこのような形成は条件結合の 'Step-like' 形成であるというように考えたいのである。

以上の考えを明確にするために、魚に於ける食餌運動性条件反射にかんする図式を示すことにする (第一図)。条件刺激としての光は、一次的に、視葉内だけでなく、*Pretectal nucleus*, *Lateral geniculate nucleus*, *Preoptic nucleus* その他恐らく *Ventrolateral peduncle* 内に興奮を起す。これらの興奮した中枢からのインパルスは種々の部位に於ける *Correlation centers* と関係をもつようになる。*Pretectal region* と視床下部は大きな神経路 *Tractus pretecto-hypothalamicus* で連絡している。それに対して、無条件刺激は、延髄のいわゆる食餌中枢を興奮させる。食餌中枢は主として、*Nucleus fasciculus solitarius* 及びそれに関連する中枢からなっている。この臓器的味覚中枢から出ている神経線維は、延髄の摂食機構をなす体的及び臓器的運動中枢に作用する。そのほか、*Bulbar lemniscus* 系のうち、とくに二次的及び三次的臓器味覚神経路は、*Isthmus*, 中脳、視床下部及び恐らく視床を含む上部の脳部位に進んでいる。光と食餌の刺激によって脳の中で反応を起すこれらのすべての神経構造は同時に、あるいは時間的なズレをもって、各部位に於いて動揺せしめられるだろう。それは、延髄、中脳、視床下部を含む間脳領域に於いて生ずる。以上のことは、上述の刺激に應じて魚の脳の中で生ずることを大体の様相で描写してみたにすぎない。無条件と条件刺激からそれぞれ生じて、これに関連をもつ中枢と神経路からのインパルスは、既に述べたように、若干の *Correlation centers* 内で相互の連絡に入る。魚の脳に於いて、これらの





**Fig. 1.** Diagram of the formation of the conditioned connections in the type of fish, which may be established in the conditioned (optic) and the unconditioned (food) stimulus. Continuous lines.... Pathways of impulses produced by the unconditioned and conditioned stimuli; Broken lines.... Efferent side of the conditioned reflex arc; Dot and dash line.... uncertain connection. 1—forebrain; 2—optic tectum; 3—hypothalamus; 4—cerebellum; 5—medulla oblongata; 6—optic tract; 7—VII sensory root; 8—somatic motor roots; 9—visceral motor roots; 10—striatal correlation center; 11—pretectal correlation center; 12—optic center; 13—primary gustatory center; 14—diencephalic conditioned connection; 15—mesencephalic conditioned connection.



**Fig. 2.** Diagram of the formation of the conditioned connections in the mammalian type, which may be established by the conditioned (optic) and the unconditioned (food) stimulus. Continuous lines.... Pathways of impulses produced by the unconditioned and conditioned stimuli; Broken lines.... Efferent side of the conditioned reflex arc. 1—optic tract; 2—lateral geniculate body; 3—area striata; 4—superior colliculus; 5—VII, IX and X sensory roots; 6—VII, IX and XII motor roots; 7—nucleus of fasciculus solitarius; 8—hypothalamic region; 9—cortical food centers; 10—cortical conditioned connection; 11—diencephalic conditioned connection; 12—mesencephalic conditioned connection

Correlation centers のうち、最も重要な神経構成は Neuropil 的構造だと推察される。これらは、視床、視床下部及び中脳に存在して、ここで条件結合が形成されるであろう。

上述の結果に依れば、それらの Neuropil のあるものがすでに指摘した条件にかなうならば、種々の部位で条件結合が形成され得るだろう。すなわち、条件結合の形成は多重的である。しかし、強化が進むにつれて、条件結合の径路はますます極限されていくのであるものは、条件反射活動に加わらぬ程度にまで消失してしまうかもしれない。この図式は食餌運動性条件反射に関係しているものであるが、同じ原則が防禦条件反射の場合にも適用されよう。防禦条件反射の場合だと、食餌刺激に関係する中枢と神経路のかわりに、主として脊髄性と延髄性の Lemniscus 系が主要な役割をするに違いない。

今までの構想を繰り返すことになるが、上述の説に基いて、脊椎動物の他の綱に於ける条件結合の問題を説明してみよう。大体に於いて、両棲類と爬虫類では線状体内に存在する非嗅覚領域は魚に於けるより遙によく発達して、そこには大脳の Neuropil が判きり組織化している。その Neuropil は部分的に、条件結合の形成に参加し、しかもそれは 'Step-like' 形成の最先端部をなすと考えられる。しかし、爬虫類でさえ、新皮質の原始的なものが存在するとしても、それが条件反射活動に於いて重要な役割をなすとは考えられない。鳥に於いては、その関係が異ってくる。線状体の分化は著しくなっている。この構造が条件結合の形成に参加することは最も可能なことである。鳥に於ける大脳半球の破壊実験に依って得られた結果がまちまちであることも、著者らの 'Step-like' 形成の構想からよく説明されるであろう。

哺乳類の型になると、条件結合が実現するために大脳皮質が極めて重要になることは何等問題がない。しかし、大脳皮質の構造は極度に複雑化し、かつ非常によく組織化された Neuropil の一種であることはいうまでもない。哺乳類では、また視床下部と共に、視床領域は非常に分化し、そこには体的と臓器的感覚性インパルスが下部から伝えられ、その部の中枢や神経路を活性化する。したがって、著者らの構想に依れば、視床並びに視床下部の Neuropil はこの部位に於ける条件結合を形成するし、また同じことが中脳部位でも見られるであろう。これに関する図式は第二図で示されている。しかし、哺乳類がよく分化した大脳皮質をもっているという事実の結果として、下部に於いて形成された条件結合は、強化が進むにつれて重要な役割をしなくなるだろう。しかし、刺激の結合の最初に於いては、このような若干の部位に於ける条件結合も、それが効力があるかどうかは別として、無視できないだろう。このことは、Lishak (1955) に依って見出された次の興味ある現象を説明できるだろう。すなわち、猫に於いて、一度消失した防禦条件反射も食餌

条件反射も、視床下部の電気刺激によって再現するという現象である。Lishak に依って提出された仮説、すなわち条件反射は視床下部で形成されるという仮説は一般に承認されていないけれども、著者らの構想との関連に於いて考察するに足る十分の価値があると思う。さらに、著者らの構想は、既に引用した除皮質犬に於いて得られた Culler and Mettler の結果を説明するのにも役だつと考えられる。

### 条件結合の個体発生

次に著者らの構想を、条件反射の個体発生について考えてみる必要がある。魚のような下等脊椎動物ですら、出生直後にある種の条件反射は形成される (Tuge and Ochiai, 1955)。Kasatkin (1952), Bystroletova (1954) などは新生児に於いて、Troshikhin (1952), Chinka (1953) は仔犬に於いて、Obratsova (1953) は兎に於いて、条件反射の個体発生を研究している。ここで、Volokhov (1956), Khudrodzeva (1954) の仔犬に於ける結果は、ここで引用する必要がある。彼等の結果に依ると、条件結合の呼吸成分は体的成分より二〜五日早く発現する。そして、両成分が発現するときには、両者が一緒に現われることがない。しかし、生後日数がたつに従い、かつ防禦条件反射が固定するにいたって、体的成分と同じように呼吸成分も大脳皮質の調節的機能の影響をうけるようになる。このことは、生後初期では、臓器的条件結合は皮質下部で形成され、その後皮質性の条件結合が実現することを示している。これに関連して、Spelt (1938, 1948) は後期の人間胎児に於いて条件反応が惹起されるといっている。この結果は、Ray (1932) 及び Sontag and Wallace (1934) に依って否定されているが、Spelt の結果はある種の条件反応に関する限りでは、一概に否定されるべきものとは思わなう。上述のすべての結果は、大脳皮質が機能を行うまでに発達しない以前にも、完全に発達した後でも、皮質下の条件結合とすることを無視してはならないという見解を支持するものである。系統発生的に、皮質の発達が進むにしたがって、条件結合の部位は皮質領域に移行するとしても、ある種の条件結合は皮質下に留ることもありうるだろう。

この論文の最後に当って、最初に述べたような各種の実験方法に依って得られた結果に基いて、著者らの構想を更に確めねばならぬ問題が沢山あることを附言しなければならない。また最も重要な点は、著者らの説が陰性条件反射の形成の機構にも適用できるかという点である。いずれにしても、条件結合形成にかんする著者らの構想がバヴロフ学説を発展させるために有効であると確信するものである。

## 結 論 と 摘 要

比較生理学と神経解剖学の立場から、無脊椎動物より高等脊椎動物にいたる各種の動物に於ける条件結合成の機構が分析された。脊椎動物の各綱を通じて、原則的には条件結形成の速度は同じであるが、無脊椎動物に於いては少々異っている。条件結形成の可能な無脊椎動物に於ける条件結合は、脳の中の *Neuropil* 中にて形成されと考えられる。系統発生の各段階に於ける代表的な動物の大脳半球摘除実験に依って得られた結果から、哺乳類に於てすら、皮質下領域の若干の部位に於いて条件結合が形成され得ると結論づけられる。哺乳類以下の動物では、条件結合の形成される場所は、視床、視床下部、中脳、また恐らくは延髄中の *Neuropil* 的構造であり、しかもそのためには大脳半球は重要な役割をしていないかもしれない。しかし、哺乳類では、皮質性の条件結合が遙に重要な位置を占めるが、皮質下領域に於ける若干の条件結合の可能性を無視することはできない。この理論は、条件結合の個体発生にかんする事実からも支持される。脳に於ける条件結合の 'Step-like' 形成の見解が示されている。

## REFERENCES

- Asratyan, E. A., On the anatomico-histological basis of conditioned reflex in higher animals (in Russian), *Privoda*, No. 12, 1937; On the physiology of temporal connection (in Russian), Reports of the 15th conference on the problem of the higher nervous activity, 68-99, 1952; New materials on unconditioned and conditioned reflexes (in Russian), *Dzurn. vyssh. nerv. deyat.*, 5, 4, 480-491, 1955.
- Asratyan, E. A. and A. Aleksanyan, Conditioned reflex in turtles after extirpation of cerebral hemispheres and interbrain (in Russian), *Fiziol. dzurn. SSSR*, 16, 6, 887-891, 1933.
- Baru, A. V., Temporal connection in cyclostomes and fishes (in Russian), Problems on the comparative physiology and pathology of the higher nervous activity, 92-101, 1955a; Influences of extirpation of the cerebral hemispheres on the conditioned reflex in amphibians (in Russian), *ibid.*, 102-109, 1955b; Influences of extirpation of the cerebral hemispheres and thalami on the conditioned reflex in bony fishes (in Russian), *ibid.*, 110-118, 1955c.
- Bayandurov, B. I., The trophic function of prosencephalon (in Russian), 1949.

- Biryukov, D. A., Comparative physiology and pathology of conditioned reflex (in Russian), *Dzurn. vyssh. nerv. deyat.*, 2, 4, 518-534, 1952; On unity of the teachings of Pavlov and Michurin (in Russian), *Fiziol. dzurn. SSSR*, 41, 6, 721-730, 1955.
- Bokov, G. I., On the speed of formation of the electroconvulsive conditioned reflex in pigeons (in Russian), *Dzurn. vyssh. nerv. deyat.*, 5, 3, 420-425, 1955.
- Bykov, K. M., Cerebral cortex and internal organs (in Russian), 3rd ed., 1954.
- Bystroletova, G. N., Conditioned reflex of the suckling in new-born infants (in Russian), *Dzurn. vyssh. nerv. deyat.*, 4, 5, 601-609, 1954.
- Chinka, I. I., Development of the cortical inhibition in ontogeny of puppies (in Russian), *Tr. Inst. fiziol. im. I. P. Pavlova*, 2, 86-107, 1953.
- Culler, E. and F. A. Mettler, Conditioned behavior in a decorticate dog, *J. Comp. Psychol.*, 18, 291-303, 1934.
- Herrick, C. J., The brain of the tiger salamander (*Ambystoma tigrinum*), 1948; George Ellett Coghill. *Naturalist and philosopher*, 1949.
- Hilgard, E. R. and D. G. Marquis, Conditioning and learning, 1940.
- Karamyan, A. I., Evolution of the functional interrelations between cerebellum and cerebral hemispheres. I. On the functional interrelations between cerebellum and prosencephalon in teleostei (in Russian), *Fiziol. dzurn. SSSR*, 35, 2, 167-181, 1949a; Evolution of the functional interrelations between cerebellum and cerebral hemispheres. II. On the functional interrelations between cerebellum and prosencephalon in amphibians (in Russian), *Fiziol. dzurn. SSSR*, 35, 6, 653-667, 1949b; Evolution of the functional interrelations between cerebellum and cerebral hemispheres. III. On the functional interrelations between cerebellum and prosencephalon in plagiostomia (in Russian), *Problems on the comparative physiology and pathology of the higher nervous activity*, 119-131, 1955; On the evolution of the higher parts in the central nervous system (in Russian), *Conference on the problems of the evolutionary physiology of the nervous system*, 76-78, 1956.
- Kasatkin, N. I., Early conditioned reflexes of infant (in Russian), *Dzurn. vyssh. nerv. deyat.*, 2, 4, 572-581, 1952.
- Khudorodzeva A. T., Speciality of the development of conditioned reflex activity in ontogeny of puppies (in Russian),

- Dzurn. vyssh. nerv. deyat., 4, 1, 93-103, 1954.
- Lishak, K., New experimental aspects based upon the investigation of the diencephalic mechanisms and processes of the higher nervous activity (in Russian), Dzurn. vyssh. nerv. deyat., 5, 5, 636-643, 1955
- Lopatina, N. G., On the physiological analysis of the mobilization process of bees in visiting plants (in Russian), Dzurn. obshch. biol., 16, 1, 37-49, 1955.
- Nikitina, I. A., Nervous regulation for silk secretion in *Bombyx mori* and *Antheraea pernyi* (in Russian), Tr. Inst. fiziol. im. I. P. Pavlova, 2, 562-578, 1953.
- Obraztsova, G. A., On the mobility of nervous processes in ontogenesis of rabbit (in Russian), Tr. Inst. fiziol. im. I. P. Pavlova, 2, 411-417, 1953.
- Pavlov, I. P., Complete works, 4, 1951.
- Petelina, V. V. and V. I. Bagryanski, On reflex activity of the animals with cerebral hemispheres removed (in Russian). Conference on the problems of the evolutionary physiology of the nervous system, 123-125, 1956.
- Ray, W. S., A preliminary report on a study of fetal conditioning, Child Developm., 3, 175-177, 1932.
- Slonim, A. D., Conditioned reflex changes of metabolism caused by extirpation of cerebral hemispheres (in Russian), 1941.
- Sontag, L. W. and R. F. Wallace, A study of fetal activity: Preliminary report of the Fels Fund, Amer. J. Dis. Child., 48, 1050-1057, 1934.
- Spelt, D. K., Conditioned responses in the human fetus in utero, Psychol. Bull., 35, 712-713, 1938; The conditioning of the human fetus in utero, J. Exp. Psychol., 38, 344, 1948.
- Troshikhin, V. A., Some results of the investigation of the higher nervous activity in ontogeny (in Russian), Dzurn. vyssh. nerv. deyat., 2, 4, 561-571, 1952.
- Tuge, H., Studies on cerebellar function in the teleost. III. The mechanisms of the efferent side of the cerebellum. Marchi method, J. Comp. Neurol., 61, 2, 347-369, 1935; Some problems of the internal inhibition in ontogeny and phylogeny (in Russian), Academician Bykov's 70th Birthday Anniversary Volume, 1956.

- Tuge, H., Chang Hui Yueh, S. Hayashi and I. Shima, Defensive motor conditioned reflex and differentiation in lights in Albino rats (in Russian), *Fiziol. durn. SSSR* (in press).
- Tuge, H., Y. Kanayama and H. Yamagishi, Studies of the conditioned reflex in the lower vertebrates. V. Respiratory defensive conditioned reflex in carp, *Annual Report of Japan Sea Regional Fisheries Research Laboratory*, No. 3, 35-42, 1957.
- Tuge, H. and H. Ochiai, Studies of the conditioned reflex in the lower vertebrates. II. Early development of the defensive conditioned reactions in fish larvae. *Science Reports of the Tohoku University, biol.*, 22, 1, 21-28., 1956.
- Tuge, H., I. Shima and K. Koga, Studies of the conditioned reflex in the lower vertebrates. VI. Defensive conditioned reflex in pigeons (in Russian), *Fiziol. durn. SSSR*, 43, 9, 831-841, 1957.
- Tuge, H. and M. Yazaki, Experimental note on the presence of electrically excitable areas in the reptilian cerebral hemisphere, *Science Reports of the Tohoku Imperial University, biol.*, 9, 1, 79-85, 1934.
- Volkhov, A. A., On the interrelation between somatic and vegetative reactions in ontogeny (in Russian), *Conference on the problems of the evolutionary physiology of the nervous system*, 45-47, 1956.
- Voronin, L. G., Some problems on the comparative physiology of the higher nervous activity (in Russian), *Vestnik MGU*, No. 4-5, 207-217, 1955.
- Voskresenskaya, A. K., Conditioned reflex to colour stimuli in bees (in Russian), *Izvestiya AN SSSR, biol.*, No. 1, 94-111, 1955.
- Voskresenskaya, A. K. and N. G. Lopatina, Interaction of the food and defensive conditioned reflexes in bees in regulating their flying activity (in Russian), *Tr. Inst. fiziol. im. I. P. Pavlova*, 2, 542-561, 1953.

【後記】 本論文は、ルーマニアに於て、一九五七年五月開かれた “National Congress of Medical Sciences” に提出した報告論文（英文）に若干加筆し、かつ模式図を附加したものである。

## R E S U M E

### A CONCEPTION OF THE FORMATION OF CONDITIONED CONNECTION, BASED UPON THE COMPARATIVE STUDIES OF PHYSIOLOGY AND NEUROANATOMY.

Hideomi TUGE

(Biological and Physiological Laboratory, Hosei University, Tokyo, Japan.)

The mechanism of the formation of the conditioned connection from invertebrates to higher vertebrates has been analysed from the point of view of comparative physiology and neuroanatomy. The speed of formation of conditioned connection is in principle the same throughout the vertebrates series, although in the invertebrates it may slightly be different. It is suggested that the conditioned connection in invertebrates, if at all possible, will be formed within the neuropil in the brain. Considering the results obtained from the ablation experiments on the various regions of the brain in the representative animals, according to the phylogenetic series, it has been concluded that the conditioned connection can be formed at certain levels in the subcortical region, even in the mammalian series. In the submammalian series, the loci of conditioned connection seem to be the neuropilic structures situated in the thalamus, hypothalamus, midbrain, and possibly medulla, while the cerebral hemispheres play a less important role. However, in the mammalian series, the cortical conditioned connection maintains an exceedingly superior position, although it does not ignore certain conditioned connections in the subcortical region. This theory is supported by the fact obtained from the ontogenesis of conditioned connection. A conception of the 'step' like formation of conditioned connections in the brain is suggested.